

CYCLE SEXUEL, CONDITION, FÉCONDITÉ ET PONTE DE *POMATOSCHISTUS MINUTUS* (PALLAS, 1770) (GOBIIDAE) DU GOLFE DU LION, FRANCE

par

Jean-Luc BOUCHEREAU, Jean-Pierre QUIGNARD, Jean-Antoine TOMASINI,
Jean-Christophe JOYEUX et Christian CAPAPE(1)

RÉSUMÉ. - *Pomatoschistus minutus*, petit gobie annuel, croît et mûrit ses produits génitaux dans la lagune de Mauguio, mais migre en mer pour s'y reproduire entre décembre et avril. La première maturité sexuelle est atteinte entre 8 et 12 mois; la taille de ces individus est alors au minimum de 40 mm. Le rapport gonadosomatique moyen maximum des femelles est de 25% et celui des mâles de 1%. La saison de ponte est unique mais la ponte est séquentielle, et la fécondité potentielle par acte de ponte est comprise entre 998 et 5100 ovocytes selon la taille de la femelle. La croissance gonadique succède à la croissance somatique. D'après l'évolution des valeurs des coefficients de condition, les mâles ont une stratégie différente de celle des femelles dans l'utilisation des apports énergétiques au cours de la maturation des gonades et de la ponte.

ABSTRACT. - Sexual cycle, condition, fecundity and spawning of *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) (Gobiidae), from the gulf of Lion, France.

Pomatoschistus minutus, small annual goby, grows and matures its sexual cells in the lagoon of Mauguio, but migrates toward the sea for breeding between december and april. Age at first maturity is 8 to 12 months and minimum length of pubescent specimens at that time is 40 mm. Maximum mean gonadosomatic ratio is 25% for females and 1% for males. Spawning season is single but spawning is repeated, and potential fecundity per breeding act is 998 to 5100 ovocytes according to the size of females. Gonadal growth follows somatic growth. According to the evolution of the condition factors, males and females have different strategies in the use of energizing contributions during the maturation of gonads and during breeding.

Mots clés: Gobiidae, *Pomatoschistus minutus*, Gulf of Lion, MED, Reproduction, Length-fecundity relationship.

Pomatoschistus minutus de la lagune de Mauguio (golfe du Lion) est un petit gobie annuel (longueur totale (LT) max. = 83 mm), qui se reproduit en mer où le mâle aménage un nid dans une valve de Lamellibranche pour y accueillir les oeufs et les garder jusqu'à l'éclosion. Plusieurs aspects de la biologie et de la démographie de ce poisson (migrations, âge, sex-ratio, croissances somatique linéaire et pondérale) ont été traités, comparés et discutés dans un précédent travail (Bouchereau *et al.*, 1989b). Dans cette note, nous abordons l'évolution sexuelle et la reproduction de cette population de *Pomatoschistus minutus*.

(1) Laboratoire d'Ichthyologie, Département d'Aquaculture et d'Halieutique, Université de Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc, Place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 5, FRANCE.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les gobies étudiés proviennent d'échantillons récoltés chaque semaine, entre septembre 1985 et mars 1989, aux Cabanes de Pérols, principal lieu de débarquement des pêches provenant de la lagune de Mauguio (Fig. 1).

Tous les individus ont été sexés lorsque la taille dépassait 25 mm, mesurés et rangés mensuellement par classe de taille de 2 ou de 5 mm. Chaque fois que cela était possible, un sous-échantillon de 10 individus de chaque sexe a été prélevé dans chaque classe de taille, pour examen individuel. Sur ces poissons, on a relevé la longueur totale (LT), la longueur standard (LS), les masses corporelles humides brutes (Mb) et éviscérées (Mv), les masses ovariennes (Mo) et testiculaires (Mt), vésicules séminales comprises. Les tailles sont exprimées en millimètres et les masses en grammes, la précision étant de l'ordre du mg.

Les diamètres des ovocytes de quelques ovaires ont été mesurés pour en étudier la distribution de fréquence de taille. La fécondité individuelle absolue, F, par acte de ponte a été estimée par comptage des ovocytes de la première vague, lorsqu'ils se distinguaient bien par la taille et l'aspect général (forme légèrement ovalisée et cytoplasme hyalin) de ceux des suivantes (Fig. 8). Ce comptage a été réalisé chez 104 femelles avant leur départ de la lagune, entre les mois de décembre et de mars, donc avant leur migration génésique. Les comptages, comme les mensurations, ont été effectués à l'aide d'une loupe binoculaire après libération de tous les ovocytes par dilacération des ovaires frais.

A partir des masses humides, pour toutes les tailles confondues et pour une classe de taille constante ($55 < LT < 66$), divers rapports gonadosomatiques (rapport gonadosomatique brut $RGSb = Mo \times 100 / Mb$; rapport gonadosomatique $RGSs = Mo \times 100 / Ms$, avec masse somatique $Ms = Mb - Mo$) individuels puis moyens mensuels ont été calculés, de même que les facteurs de condition ($Kb = Mb \times 10^5 / LT^3$; $Kv = Mv \times 10^5 / LT^3$; $Ks = Ms \times 10^5 / LT^3$). Nous avons également calculé, comme le propose Healey (1971b) pour estimer l'accroissement mensuel des gonades (proportional growth), le rapport To entre la masse

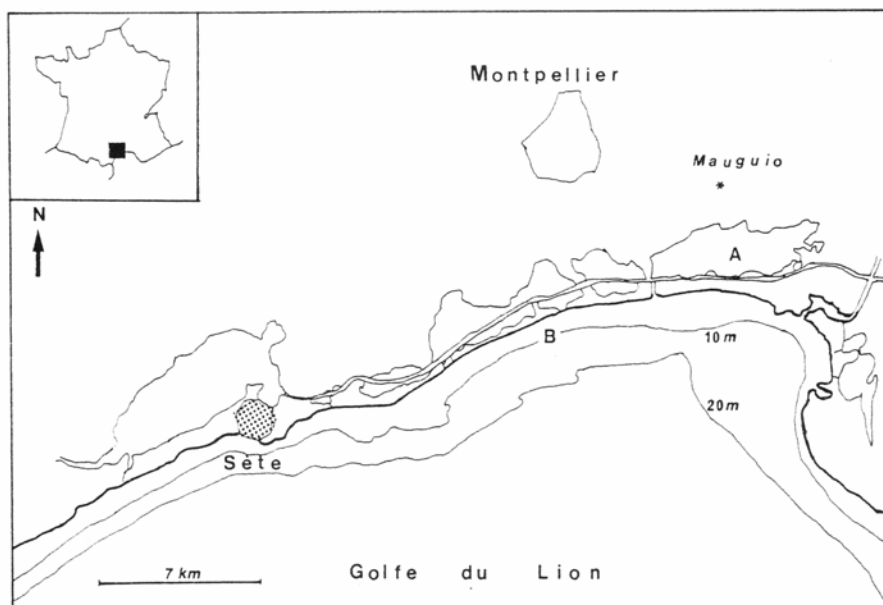


Fig. 1: Lieux d'échantillonnages. A: lagune de Mauguio, B: sites marins de ponte.

ovarienne moyenne d'un mois donné (m) et celle du mois précédent ($m - 1$); $To = Mo_{(m)} / Mo_{(m-1)}$. De la fécondité absolue F par acte de ponte, issue des comptages d'ovocytes, nous avons déduit la relation longueur-fécondité absolue et les fécondités relatives ($FRb = F / Mb$; $FRv = F / Mv$; $FRs = F / Ms$).

Chaque fois que cela était nécessaire et possible, nous avons comparé les moyennes établies à l'aide du test "t" de Student (Dagnélie, 1975).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Croissance gonadique

Le développement des gonades et la maturation des produits génitaux de *P. minutus* de Méditerranée se réalisent en lagune, comme chez la plupart des populations lagunaires ou estuariennes de cette espèce dans la région nord-atlantique (Fonds, 1971, 1973; Claridge *et al.*, 1985; Healey, 1971b) et la ponte a lieu en mer.

Les valeurs moyennes mensuelles des RGS des femelles (Fig. 2) permettent de déceler un accroissement ovarien important à partir de novembre ou décembre, selon l'année. Le RGS augmente alors rapidement pour atteindre son maximum (Fig. 2) généralement en janvier ou mars, également selon l'année. Ce maximum précède ou coïncide avec un fort mouvement d'émigration vers la mer. A cette période, les individus sont âgés de 8 à 12 mois et mesurent 40 à 81 mm pour les femelles, et 41 à 83 mm (87 mm en 1990) pour les mâles. Par la suite, le RGS moyen des rares individus qui restent dans la lagune jusqu'en mars, voire avril, est généralement plus bas, ce qui peut expliquer qu'ils diffèrent leur départ.

Si l'on considère les deux groupes de taille (Tableau I) 45-59 mm et 60-79 mm, il existe une différence significative du RGSb moyen en novembre et décembre. A partir de décembre, on ne note plus aucune différence, si ce n'est en janvier où le RGSb est en faveur des petites tailles. On peut admettre que les écarts constatés en octobre et novembre résultent d'un certain retard dans le développement gonadique des petits individus.

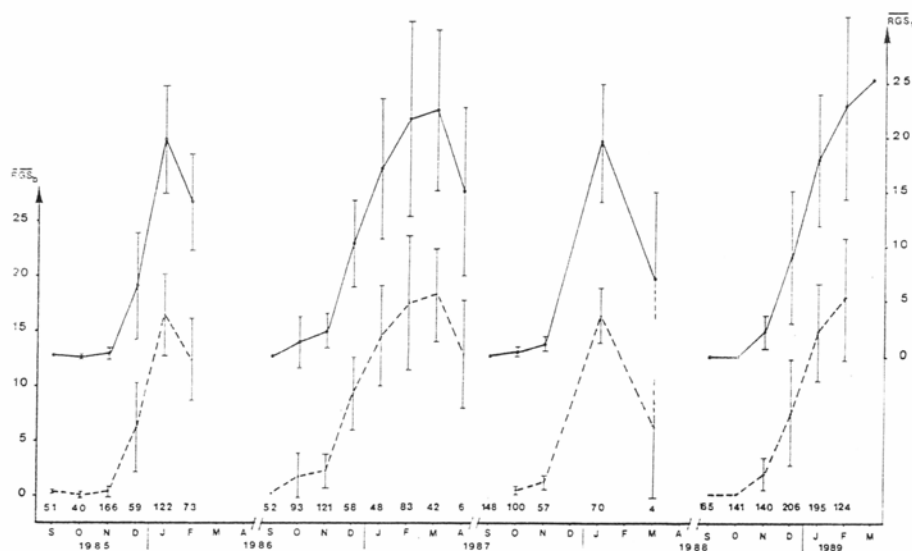


Fig. 2: Evolution mensuelle des rapports gonadosomatiques RGSb et RGSs moyens des femelles entre septembre et avril de 1985 à 1989. Les barres verticales représentent l'écart-type et les nombres l'effectif. Trait plein: RGSs moy.; trait tireté: RGSb moy..

Tableau I: Evolution du rapport gonadosomatique brut RGSb moyen des femelles d'octobre à avril suivant les classes de taille (LT mm) 45-59 et 60-79 (données cumulées de 1985 à 1989). n: effectif; σ : écart-type.

	OCT	NOV	DEC	JAN	FEV	MAR	AVR
LT mm							
45-59	0,39	1,58	7,21	16,12	16,2	18,29	16,67
σ	0,66	1,12	5,17	4,42	5,46	5,24	8,81
n	198	173	139	213	161	30	6
LT mm							
60-79	0,69	2,00	7,74	14,82	16,55	15,03	-
σ	1,64	1,56	3,75	3,74	5,88	5,62	-
n	162	199	181	221	150	16	-

Tableau II: Rapport des masses ovariennes To, de novembre à mars, en fonction des classes de masse (Mb) de 0,5 g et de la taille (données cumulées de 1985 à 1989). σ : écart-type.

Mb médiane (0,5g)	0,75	1,25	1,75	2,25	2,75	3,25	3,75	4,25	Effectif	To moy.
Mb moy (g)	0,84	1,25	1,73	2,24	2,72	3,22	3,70	4,24		
σ	0,10	0,15	0,15	0,14	0,14	0,15	0,13	0,13		
LT moy (mm)	47,7	52,7	57,2	61,9	65,2	69,3	71,9	74,5		
σ	1,99	2,43	2,44	2,61	2,56	2,41	2,21	1,85		
To (nov/oct)	4,955	4,020	3,613	2,453	3,036	1,520	7,088	3,538	372/371	3,78
To (déc/nov)	3,761	4,030	5,812	4,012	4,122	3,526	2,716	2,183	317/372	3,77
To (jan/déc)	2,361	2,486	1,834	1,968	2,021	1,763	1,855	1,796	433/317	2,01
To (fév/jan)	0,544	1,016	0,975	1,139	1,044	1,276	1,230	1,014	309/433	1,03
To (mar/fév)	-	1,128	1,048	0,942	1,120	-	-	-	46/309	1,06
Effectif	137	354	411	366	271	192	87	30		

L'accroissement massique relatif des ovaires To (Tableau II) débute, quelle que soit la taille, en octobre et ses valeurs sont aussi élevées, sinon plus, dans les petites classes de taille que dans les grandes. On note un net ralentissement de l'accroissement de To à partir de janvier dans toutes les classes de taille. Ce schéma ne coïncide pas avec celui fourni par Healey (1971b) en Ecosse. En effet, dans ce secteur To augmente nettement plus tôt chez les grandes femelles (novembre-décembre, To = 2 à 3,1), que chez les petites (février-mars, To = 2,3 à 3,4) et dans l'ensemble plus tardivement qu'en Méditerranée.

Le RGS des mâles, bien inférieur à celui des femelles, s'accroît de la même façon de novembre (0,37%, n = 5) à janvier (1,1%, n = 14).

Dans l'Atlantique, le RGS de *P. minutus* augmente à partir de décembre-janvier, c'est à dire plus tard que dans le golfe du Lion; son maximum est atteint fin février, comme en Méditerranée, dans l'estuaire de la Severn (Claridge *et al.*, 1985), et seulement en avril-mai dans celui de l'Ythan (Healey, 1971a, b).

Le RGSb moyen maximum mensuel enregistré dans la lagune de Mauguio (19,8% en 1989, et 16,2 à 18,2% les autres années), est supérieur à celui qui a été indiqué par Healey (1971b), 12% dans l'estuaire de l'Ythan en Ecosse, et par Hesthagen (1977), 13% dans le fjord d'Oslo, mais plus proche de celui qui a été trouvé par Claridge *et al.* (1985): 17,5% dans l'estuaire de la Severn en Angleterre (côte ouest). La valeur maximum individuelle a été observée, dans la lagune de Mauguio, chez une femelle de 55 mm (Mb = 1,51 g) en avril 1987: RGSb = 30,9%; RGSs = 44,8%.

Le RGSb des mâles méditerranéens, 1,1%, est nettement inférieur à celui des individus atlantiques: 2% (Hesthagen, 1977) et 4,1% (Claridge *et al.*, 1985).

Le RGSb moyen maximum des femelles de *P. minutus* est voisin de celui des petites espèces méditerranéennes sédentaires annuelles comme *P. canestrinii* (22%, Gandolfi *et al.*, 1981-1982) et *P. microps* (22%, Bouchereau *et al.*, 1989a), et généralement supérieur à celui des gobies itéropares marins longévifs comme *Lesueurigobius friesii* (22%, Gibson et Ezzi, 1978; 9% Nash, 1982), *Gobius paganellus* (15,6%, Miller, 1979) et *G. niger* (environ 7,5%, Le Menn, 1979).

Dans l'ensemble, les coefficients de condition Kb des mâles et des femelles présentent des valeurs très proches (Tableaux III, IV et Figs 3, 4) et une évolution

Tableau III: Evolution mensuelle du facteur de condition brut (Kb) des mâles de septembre 1985 à février 1989. n: effectif; σ : écart-type.

mâles	SEP	OCT	NOV	DEC	JAN	FEV	MAR	AVR	MAI	JUI	JLT	AOU
1985/1986												
n	49	40	105	103	90	62	43	14	42	81	107	185
Kb	0,85	0,85	0,97	0,92	0,97	1,04	0,80	0,98	0,78	0,77	0,89	0,84
σ	0,03	0,07	0,10	0,07	0,09	0,10	0,06	0,08	0,08	0,05	0,17	0,10
1986/1987												
n	60	59	122	188	35	107	61	15	21	75	100	77
Kb	0,81	0,92	0,91	1,06	0,88	0,92	0,87	0,81	0,74	0,73	0,75	0,80
σ	0,06	0,08	0,11	0,08	0,08	0,07	0,08	0,13	0,06	0,05	0,06	0,08
1987/1988												
n	157	117	79	-	66	-	-	-	39	82	76	114
Kb	0,83	0,86	0,94	-	0,91	-	-	-	0,77	0,75	0,75	0,69
σ	0,08	0,08	0,11	-	0,09	-	-	-	0,05	0,06	0,09	0,08
1988/1989												
n	68	142	159	224	141	238						
Kb	0,81	0,83	0,88	0,90	0,96	0,97						
σ	0,08	0,09	0,09	0,11	0,08	0,11						

Tableau IV: Evolution mensuelle du facteur de condition brut (Kb) des femelles de septembre 1985 à février 1989. n: effectif; σ : écart-type.

femelles	SEP	OCT	NOV	DEC	JAN	FEV	MAR	AVR	MAI	JUI	JLT	AOU
1985/1986												
n	51	40	166	59	122	73	0	1	44	83	87	100
Kb	0,85	0,82	0,90	0,90	1,04	1,14	-	0,74	0,79	0,73	0,83	0,80
σ	0,03	0,06	0,08	0,07	0,11	0,08	-	-	0,12	0,06	0,05	0,10
1986/1987												
n	52	93	121	58	48	83	42	6	27	74	87	94
Kb	0,81	0,85	0,85	1,01	0,91	1,03	1,02	0,85	0,77	0,73	0,74	0,78
σ	0,06	0,07	0,10	0,09	0,10	0,08	0,07	0,1	0,04	0,06	0,06	0,07
1987/1988												
n	148	100	57	-	70	-	4	2	41	75	81	120
Kb	0,80	0,84	0,85	-	0,99	-	0,76	0,75	0,76	0,72	0,77	0,69
σ	0,08	0,09	0,08	-	0,09	-	0,15	-	0,06	0,07	0,06	0,07
1988/1989												
n	65	141	140	206	195	124						
Kb	0,80	0,79	0,83	0,91	0,99	1,00						
σ	0,11	0,07	0,09	0,09	0,09	0,09						

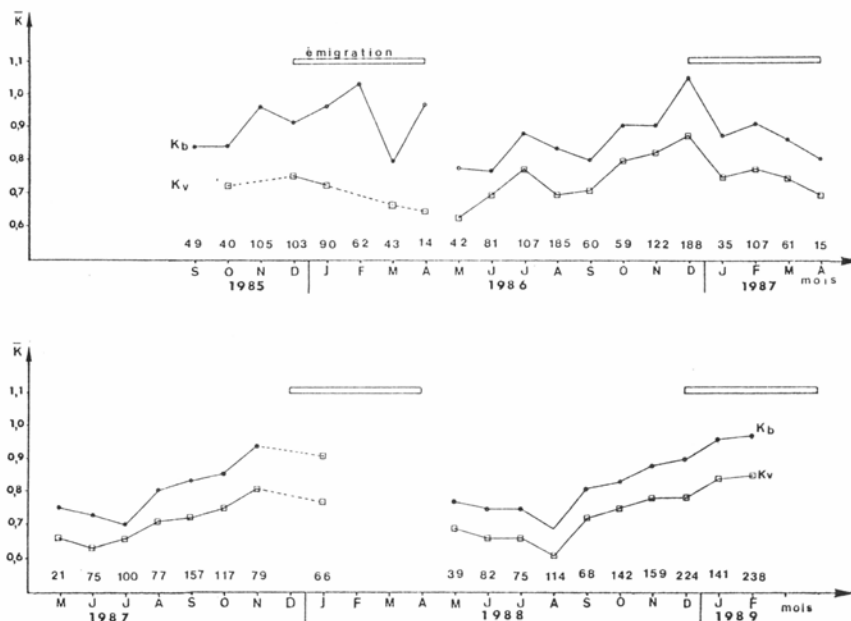


Fig. 3: Evolution mensuelle des facteurs de condition K_b ($= K_s$) et K_v des mâles de septembre 1985 à février 1989 (les nombres représentent l'effectif).

temporelle sensiblement analogue. Chez les femelles, il augmente en même temps que se réalise la maturation des ovaires (Fig. 2). K_b peut donc être considéré comme un assez bon indicateur de l'état sexuel des individus. Pourtant, ces modifications de K_b n'ont pas la même signification dans les deux sexes. Chez les femelles (Fig. 4), l'évolution de K_b est essentiellement le reflet d'une augmentation de la masse des ovaires qui passe progressivement de 0 à 20% environ, tandis que chez les mâles (Fig. 3), elle correspond plutôt à une amélioration de la condition somatique, la masse des testicules ne dépassant pas 1%. D'ailleurs, le K_v des mâles est toujours légèrement supérieur à celui des femelles. Enfin, soulignons que la chute en 1986, 1987 et 1988 de K_b (Tableaux III, IV et Figs 3, 4), après les maximums, pas plus que celle qui a été enregistrée pour le RGS des femelles (Fig. 2), ne résulte de la ponte, puisque celle-ci n'a pas lieu en lagune. Elle est attribuable au fait que ces données correspondent à quelques individus de petite taille ou de taille moyenne, à gonades moyennement développées, qui séjournent encore au maximum quelques semaines dans la lagune.

Les mâles et les femelles répartissent et utilisent différemment les apports énergétiques avant et durant la ponte. Les femelles, d'après l'évolution du coefficient de condition K_v (Fig. 4), consomment immédiatement les apports nutritionnels pour les besoins de maintien et pour élaborer les produits génitaux tandis que les mâles stockent un peu plus ces apports (Fig. 3), ce qui leur permet d'en différer l'utilisation. La différence constatée entre les mâles et les femelles a une signification adaptative au niveau de la stratégie reproductive adoptée. Les mâles qui gardent les nids ont, en effet, peu de temps disponible pour s'alimenter comme cela a été montré chez beaucoup de poissons assurant un gardiennage (Potts et Wootton, 1984; Magnhagen et Kvarnemo, 1989). Les réserves qu'ils ont accumulées avant la ponte doivent être suffisantes pour couvrir, au moins en partie, leurs dépenses énergétiques durant la ponte (gardiennage, maturation des produits génitaux, maintien général). Les valeurs relativement élevées de K_s ($= K_b$) et de K_v en période

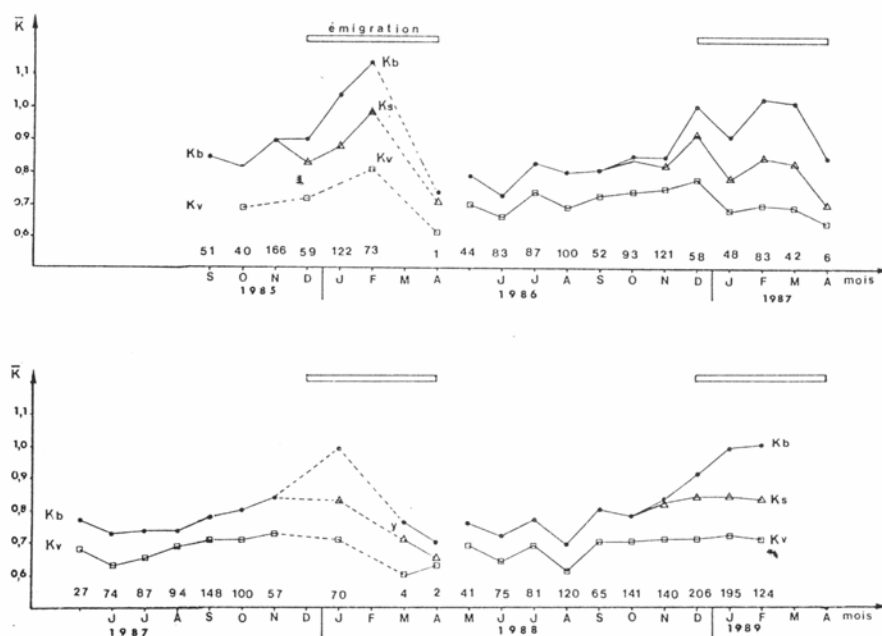


Fig. 4: Evolution mensuelle des facteurs de condition Kb, Ks et Kv des femelles de septembre 1985 à février 1989 (les nombres représentent l'effectif).

de pré ponte traduisent cette nécessité. En revanche, les femelles dont la ponte est séquentielle se nourrissent entre deux pontes et peuvent, de ce fait, satisfaire au fur et à mesure les besoins énergétiques engendrés par la maturation des produits génitaux, la recherche d'un partenaire et les dépenses de maintien. L'accumulation de réserves avant la ponte est donc moins nécessaire que dans le cas des mâles, ce qui se traduit par des valeurs parfois légèrement inférieures de Ks et de Kv chez les femelles.

Relation croissance gonadique, croissance somatique

La croissance somatique (masse et taille) de la seule classe d'âge (0+) présente dans Mauguio à partir d'avril-mai est très forte jusqu'en octobre ou novembre. Par la suite, on note (Fig. 5) une stagnation et même une diminution des tailles et des masses moyennes enregistrées. Ce dernier phénomène est à mettre au compte des migrations, mais aussi d'un fort ralentissement et peut-être d'un arrêt de la croissance (Bouchereau *et al.*, 1989b). Cette dernière assertion est corroborée par deux faits: dans la lagune, on capture des individus de LT = 89 mm ayant donc atteint la taille spécifique maximale signalée par divers auteurs, et en mer les individus récoltés en février 1989 avaient des tailles qui ne dépassaient pas celles qui ont été enregistrées dans la lagune (LT moy. mâles: 65,0 mm; 59 < LT < 73; LT moy. femelles: 61,4; 53 < LT < 70). A partir de novembre, la croissance gonadique s'accélère brusquement (Fig. 2) pour culminer généralement vers février. Croissance somatique et croissance gonadique se succèdent donc dans le temps.

Chez les femelles, la disjonction entre les deux croissances est particulièrement nette si l'on suit l'évolution chronologique des RGS (RGSb, RGSs), des masses (Mb, Ms, Mv, Mo) et des coefficients de condition (Kb, Ks, Kv) d'une classe de taille (Fig. 6) pour supprimer toute influence de variation

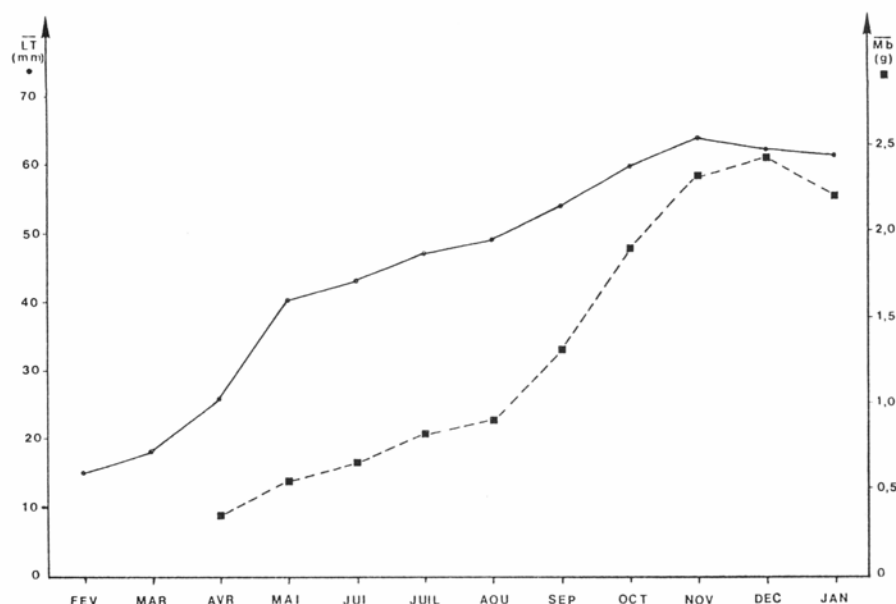


Fig. 5: Evolution mensuelle des tailles (LT) et des masses (Mb) moyennes de *P. minutus* (sexes confondus) sur une année théorique résultant du cumul des données de septembre 1985 à mars 1989. Trait plein: LT moy.; trait tireté: Mb moy..

allométrique. Cette démarche est rendue possible par le fait que la croissance linéaire de ces individus est très ralentie sinon arrêtée durant la période considérée (Bouchereau *et al.*, 1989b). Alors que la masse brute (Mb) et le coefficient de condition (Kb) augmentent significativement à partir de novembre-décembre, les masses somatiques (Ms) et surtout celles des animaux éviscérés (Mv) restent relativement stables (Fig. 6) ou n'augmentent que faiblement. La maturation des ovocytes ne se fait donc pas aux dépens des réserves accumulées avant novembre. L'apport énergétique durant la phase de maturation est suffisant pour permettre le maintien de la condition (Ks, Kv) précédemment acquise et pour couvrir les nouveaux besoins engendrés par la maturation des produits génitaux, mais ne permet pas le stockage concomitant de réserves. Une telle stratégie est à rapprocher de celle qui a été décrite pour *Perca flavescens* par Newsome et Leduc (1975) qui considèrent, dans ce cas, qu'en fin de croissance somatique, Ks et Kv ont seulement atteint un maximum admissible et nécessaire pour le maintien des activités de l'animal autres que la maturation des produits génitaux, la plus grande partie de l'énergie ayant été utilisée pour la croissance somatique. Les transferts énergétiques soma-germen sont, de ce fait, impossibles, d'où la stabilité de Ks et de Kv. A partir de ce moment, l'énergie des apports nutritionnels est utilisée directement et participe seule à la maturation des gonades. La mortalité post-ponte de *P. minutus* s'explique par un déséquilibre entre les besoins nécessités par la ponte et l'état de post-ponte, et les possibilités d'apport nutritif. En effet, comme nous l'avons vu, les réserves somatiques sont peu importantes ou inexistantes et la nourriture disponible en hiver relativement peu abondante sur la côte.

En Méditerranée au moins, la croissance gonadique n'interfère donc pas ou peu avec la croissance somatique, comme c'est le cas chez beaucoup de Poissons (Woodhead, 1979), mais suit le modèle présenté par Iliès (1974), dans lequel ces deux croissances constituent un système alternatif sans compétition. Au contraire, en Ecosse (Healey, 1971b), les conditions hivernales et la maturation des gonades

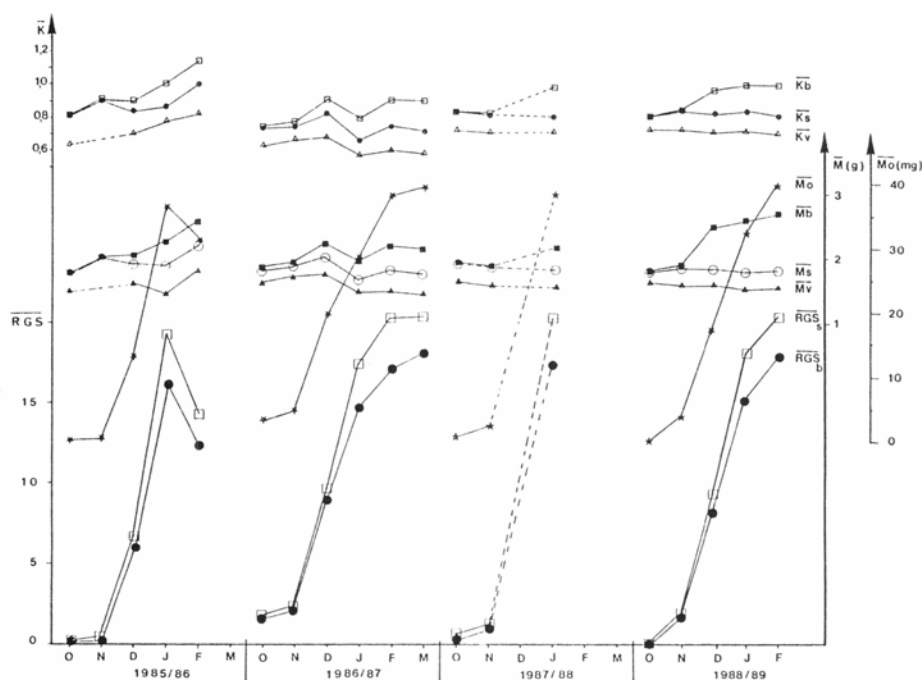


Fig. 6: Evolution moyenne des RGS (RGSb, RGSs), des masses M (Mb, Ms, Mv, Mo) et des conditions K (Kb, Ks, Kv) des femelles de taille: $55 < LT \text{ mm} < 66$.

retentissent négativement sur la condition: Kb diminue entre décembre et avril, période durant laquelle ces poissons mûrissent leurs produits génitaux. Pourtant, dans ce cas, la mortalité post-ponte n'est pas totale.

Chez les mâles, étant donné le faible développement des testicules (RGS max. 1%), les relations entre les croissances gonadique et somatique n'ont pas pu être mises en évidence. Comme chez les femelles, la condition (Kb, Kv) est maximum au début de la reproduction (Figs 3, 7).

La stratégie mise en oeuvre par *P. minutus* tend à optimiser les capacités reproductrices. En effet, l'acquisition des tailles maximales dès la première année et avant la ponte, la disjonction entre croissance gonadique et somatique permettent d'espérer, dès le début de la ponte, une fécondité maximale puisqu'il existe une corrélation positive entre la taille de la femelle, l'énergie à sa disposition et sa fécondité. Chez les mâles, cela permet le développement optimal des capacités de gardiennage. Cette situation a pourtant un effet négatif. L'importance des efforts de croissance somatique et gonadique consentis sur un court laps de temps participe au déséquilibre entre les gains et les dépenses énergétiques et provoque, comme nous l'avons déjà évoqué, la mort de tous les géniteurs après la ponte. Il ne faut pourtant pas éliminer l'éventualité que les *P. minutus* méditerranéens aient atteint l'âge maximal génétiquement possible. En Atlantique septentrional, étant donné les dates de pontes et les conditions climatiques, les potentialités de croissance somatique ne peuvent pas s'exprimer complètement avant la première ponte, d'où un moindre développement gonadique. De plus, la ponte se faisant au printemps et même en été, la quantité de nourriture disponible pour les géniteurs est certainement supérieure à celle qui est présente en Méditerranée. Cette situation permet à une partie des reproducteurs atlantiques de survivre à la ponte et de réaliser un

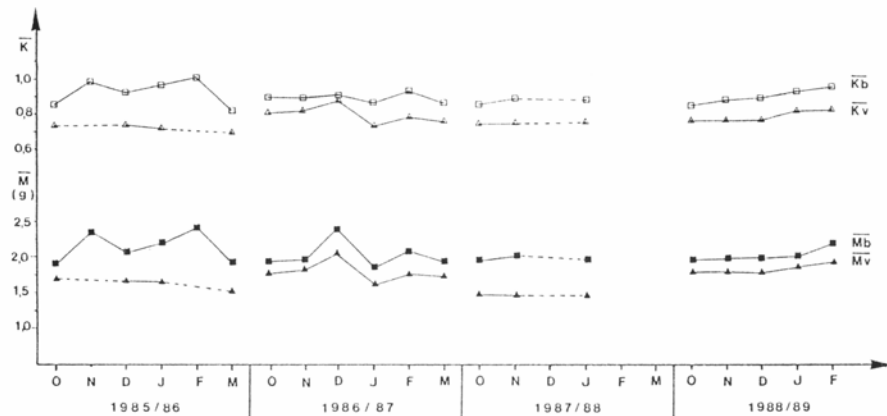


Fig. 7: Evolution mensuelle des moyennes des masses M (M_b , M_v) et des conditions K (K_b = K_s , K_v) des mâles de taille: $55 < LT \text{ mm} < 66$.

second cycle reproductif (Swedmark, 1957, 1958; Healey, 1971b; Fonds, 1973; Hesthagen, 1975).

Fréquence saisonnière présumée des pontes

Dans l'ovaire, la présence, assez fréquente, de deux groupes d'ovocytes (Fig. 8) en maturation, bien distincts l'un de l'autre, en plus du stock de très petits ovocytes est caractéristique d'une ponte séquentielle (batch spawner). Cependant, on ne peut pas en déduire d'indication sur le nombre réel des vagues d'ovocytes émises au cours de la saison de ponte. En effet, ces groupes (vagues) d'ovocytes peuvent ne pas être tous pondus ou au contraire être les premiers d'une série numériquement plus importante, prenant naissance les uns à la suite des autres à

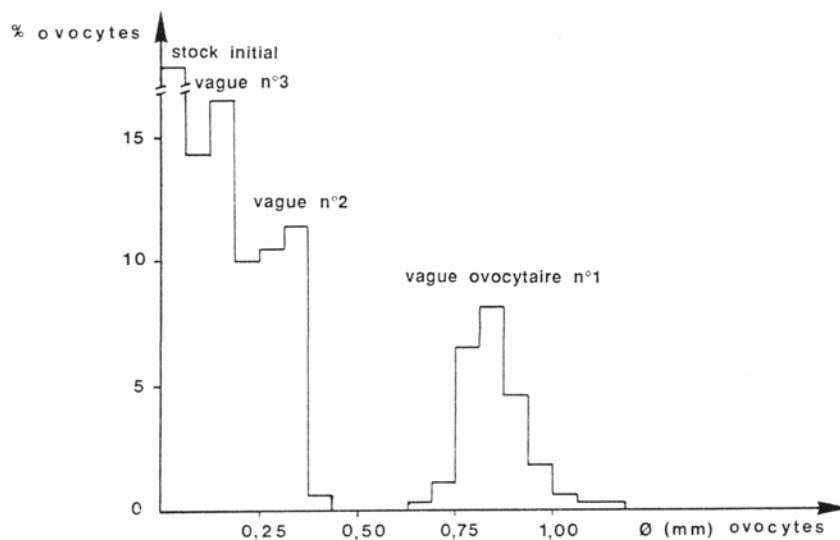


Fig. 8: Distribution du diamètre des ovocytes d'une femelle ($LT = 59 \text{ mm}$) avant l'émigration en mer.

partir du stock initial, après chaque acte de ponte. On peut admettre avec Healey (1971b), qui a étudié l'évolution des diamètres ovocytaires, que la ponte est séquentielle chez ce poisson. D'ailleurs, Fonds (1970, 1973) a observé qu'une femelle de *P. minutus* en élevage pond 3 à 4 fois en 4 à 6 semaines, soit environ une fois par décade.

Fécondité

La répartition du diamètre des ovocytes et leur évolution permet de distinguer dans l'ovaire, le plus souvent, deux groupes d'ovocytes, parfois trois (Fig. 8). La fécondité individuelle absolue par acte de ponte, F , (Tableau V) est comprise entre 998 et 5100 ovocytes. Elle augmente nettement en fonction de la taille ($46 < LT < 74$) des femelles (Fig. 9):

$F = 0,047 LT^{2,679}$, ($r = 0,81$; $n = 104$; dispersion $S_{dy} = 110$), ou

$F = 112,4 LT - 3911$, ($r = 0,81$; $n = 104$; dispersion $S_{dy} = 129$)

$F = 132,7 LS - 3893$, avec:

$LT = 1,181 LS + 0,158$, ($36,5 < LS < 66,5$).

Cette fécondité est du même ordre de grandeur ou supérieure, à taille égale, à celles qui ont été enregistrées chez les gobiidés des côtes anglaises ($712 < F < 5389$, $n = 33$, $36,5 < LS < 66,5$, Lee, 1974; 5380, $n = 155$, Claridge *et al.*, 1985) ou écossaises ($1978 < F < 3495$, $F_{moy} = 2394$; $59 < LT < 81$, pour la classe $O+$, et de 5850 pour les $1+$, $LT = 90$; Healey, 1971b). A âge égal, les individus de la lagune de Mauguio sont plus féconds que ceux de Grande-Bretagne, ceci étant dû à une meilleure croissance globale (Bouchereau *et al.*, 1989b) sur les côtes du golfe du Lion. Rappelons que les plus vieux individus méditerranéens vivent 15 à 16 mois tandis que ceux de l'Atlantique peuvent atteindre 23-24 mois.

Quelle que soit la stratégie temporelle mise en oeuvre (concentration de l'effort reproductif sur une saison en Méditerranée ou répartition, au moins partielle, sur deux saisons en Atlantique), le niveau de fécondité individuelle atteint dans les deux régions est comparable, les fécondités maximales étant comprises entre 5000 et 6000 ovocytes.

La fécondité relative (Tableau V) est assez stable entre 47 et 73 mm. Elle est en moyenne ($FR_b = 1323$) un peu inférieure à celle qui a été calculée par Lee (1974) pour les individus des côtes anglaises ($FR_b = 1462$).

Tableau V: Fécondités moyennes absolues par acte de ponte F et relatives FR_b , FR_s et FR_v suivant les classes de taille (LT) de 2 mm; Moy: moyennes générales; σ : écart-type; n : nombre d'observations.

LT 2 mm médiane	F	σ	n	FR _b	σ	n	FR _s	σ	n	FR _v	σ	n
47	1173	295	4	883	51	4	972	58	4	1707	632	4
49	1314	170	7	1172	158	7	1314	187	7	1650	233	7
51	1762	85	5	1124	72	5	1223	77	5	1653	74	5
53	2073	237	13	1355	148	13	1576	184	13	1918	172	13
55	2526	261	12	1509	149	12	1717	191	12	2085	167	11
57	2637	235	5	1098	627	5	1579	152	5	2009	209	5
59	2599	673	14	1242	382	13	1442	487	13	1695	582	13
61	2862	490	14	1461	317	14	1654	288	14	1923	333	14
63	3217	780	6	1283	330	6	1461	446	5	1826	455	6
65	3263	680	11	1380	369	11	1625	409	11	1940	481	11
67	3374	745	5	1258	39	4	1439	77	4	1811	93	4
69	3514	573	5	1176	126	4	1324	159	4	1593	217	4
71	4541	438	2	1575	468	2	1865	632	2	2289	599	2
73	5100	-	1	1238	-	1	1483	-	1	1848	-	1
Moy.	2619	871	104	1323	285	101	1515	337	100	1858	377	100

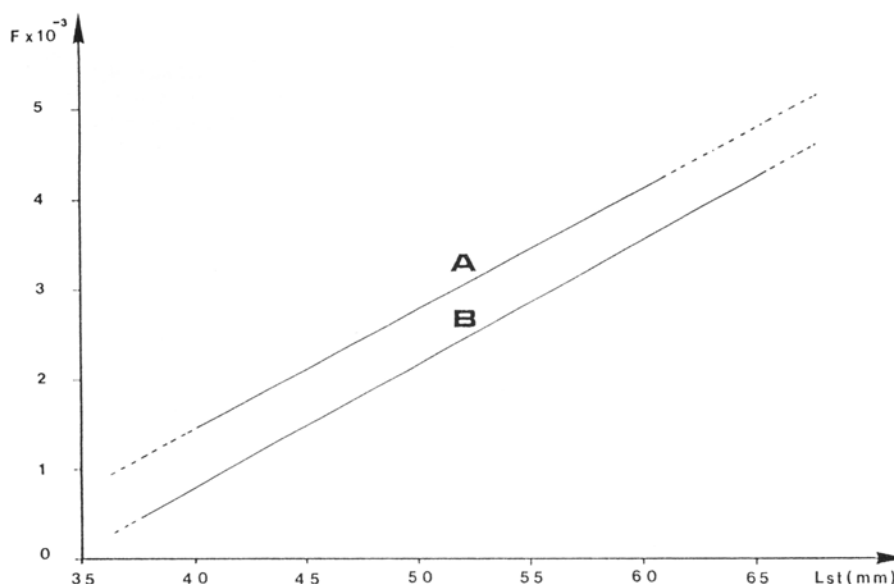


Fig. 9: Relations longueur-fécondité absolue. A: présent travail; B: données de Lee (1974), Angleterre.

Les petits gobies atlanto-méditerranéens laguno-estuariens comme *Pomatoschistus microps*, *P. canestrinii*, *Knipowitschia panizzae*, (Gandolfi et Torricelli, 1985; Bouchereau *et al.*, 1989a), peu longévifs (1 à 2 ans), présentent, à taille équivalente, des fécondités identiques ou un peu inférieures à celles de *P. minutus*. Ainsi, dans le golfe du Lion, les plus grands *P. microps* et les plus petits *P. minutus* mûrs qui mesurent tous 47 mm ont une fécondité moyenne respective de 1634 (extrêmes: 1614-1654) et de 1172 (extrêmes: 998-1611) ovocytes, mais *P. minutus* atteignant une plus grande taille (LTmax.: 81 mm) est finalement plus fécond que *P. microps* (LTmax.: 50 mm). La fécondité relative de *P. minutus* (FRv = 1858) est un peu inférieure à celle des petits gobies méditerranéens non migrateurs semelpares précédemment cités. Elle est de 2170 chez *P. microps* (Bouchereau *et al.*, 1989a), de 2000 chez *P. canestrinii* (Gandolfi *et al.*, 1981-1982). Il faut souligner que ces deux derniers gobies ont des tailles maximales inférieures (*P. canestrinii*, 41 mm; *P. microps*, 50 mm) à celle de *P. minutus* (81 mm). Comparée à celle des grands gobies itéropares, la fécondité relative (FR) de *P. minutus* est nettement supérieure. Ainsi, d'après Vesey et Langford (1985), FRb de *Gobius niger* ne dépasse pas 583 ovocytes pour une longueur maximale de 140 mm, et d'après Lee (1974) et Miller (1984), elle ne dépasse pas, respectivement 536 (FRb) et 687 (FRs) ovocytes.

Potentialités reproductives

Si dans le golfe du Lion, le rythme de ponte est semblable à celui qui a été indiqué par Fonds (1970) en Hollande, et en admettant qu'une femelle pond durant toute la saison (soit environ 4 mois), celle-ci pourrait accomplir un maximum de 12 actes de ponte (batchs). La fécondité absolue annuelle serait alors comprise, selon la taille de la femelle, entre 11976 et 61200 ovocytes. Cette évaluation suppose que la fécondité de chaque vague est constante sur toute la durée de la ponte. Pourtant, celle-ci peut varier sous l'influence de facteurs proximaux (Munroe et

Lotspeich, 1979) comme la température et la nourriture disponible, et, d'après Healey (1971b), elle augmenterait durant la saison pour une classe donnée.

Dans le golfe du Lion, la fécondité totale de la population est assurée par une génération de femelles âgées de 8 à 16 mois et dont la taille est comprise entre 40 et 81 mm. Cette situation se retrouve, peut-être, au sud de la Manche (Swedmark, 1957, 1958), mais, plus au nord, deux générations participent chaque année à la ponte. Les nouveaux géniteurs ayant de 7 à 15 mois (LT: 50-70 mm, Healey, 1971b; LT: 40-70 mm, Fonds, 1973) dominent nettement les grands individus qui pondent pour la seconde fois (LT: 82-90 mm, Healey, 1971b; LT: 70-90 mm, Fonds, 1973), et qui sont âgés d'environ 18 à 23 mois au moins (Shann, 1910; Healey, 1971b; Fonds, 1971, 1973; Hesthagen, 1975).

La population du golfe du Lion a une potentialité reproductive supérieure à celles de l'Atlantique nord, les grands spécimens de 70 mm et plus étant relativement plus abondants que dans l'Atlantique dès la première année. De plus, selon Healey (1971b), les grands individus atlantiques qui sont âgés de deux ans environ sont susceptibles d'être atteints de sénescence.

Lieux de ponte

Comme l'ont noté plusieurs auteurs (Healey, 1971b; Hesthagen, 1975, 1977; Miller, in Claridge *et al.*, 1985; Doornbos et Twisk, 1987) et sauf cas exceptionnels (Vaas, 1970, 1979; Fonds, 1971), que ce soit dans les régions de l'Atlantique nord ou en Méditerranée, aucune valve de Lamellibranche couverte d'oeufs de *P. minutus* n'a été observée en estuaire ou en lagune. Les mouvements migratoires que nous avons décelés (Bouchereau *et al.*, 1989b) chez ces poissons confirment qu'ils se déplacent pour aller pondre en mer. D'ailleurs, des prospections en plongée sous-marine ont permis de découvrir des sites de ponte (Fig. 1), le 23 mars 1989, à 1300 m du rivage par 8-12 m de fond. Ces aires de ponte sont situées entre 2 et 7 km des communications mer-lagune (graus) les plus proches. Nous avons prélevé 43 nids faits d'une valve de *Cardium* essentiellement ou de *Lima*, *Venus*, *Ostrea*, *Pecten*, de tailles variées.

Les caractéristiques de ces sites de ponte sont très semblables à celles qui ont été décrites par Fonds (1971, 1973) en mer du Nord, et Healey (1971b) en Ecosse, tant par la profondeur (10-25 m) que par la nature sableuse du substrat. Dans le fjord d'Oslo, *P. minutus* pondrait, d'après Hesthagen (1975, 1977), à seulement 30 cm de profondeur par suite de l'absence de marée. Dans le golfe du Lion, une telle position bathymétrique n'a pas été retrouvée malgré l'absence de marée. On peut émettre l'hypothèse que la ponte en profondeur dans ce secteur maritime, serait à mettre en relation avec les exigences thermiques de *P. minutus*, au moment de la ponte (Fonds, 1971, 1973) et durant le développement des oeufs (Fonds et Van Buurt, 1974). Healey (1971b) évoque la salinité comme autre facteur dans le choix bathymétrique du site de ponte lorsque la zone est sous l'influence fluviale, mais ce n'est pas actuellement le cas de la zone de ponte que nous avons explorée.

Période de ponte

La connaissance de la durée de la ponte ne peut être qu'indirecte puisque nous n'avons observé que sporadiquement des individus de *P. minutus* durant leur écophase génésique marine.

Pour cerner les limites de la période de ponte, nous disposons de plusieurs données complémentaires: la date d'émigration et l'état sexuel évalué par l'intermédiaire du RGS, la taille des recrues et la date de leur immigration en lagune (Bouchereau *et al.*, 1989b), la présence ou l'absence de valves de Lamellibranches garnies d'oeufs en mer.

Les valeurs maximales du RGS sont enregistrées, dans la lagune, de janvier à mars (Fig. 2), mais dès décembre ou janvier, certaines femelles ont des ovaires

très développés avec un RGS proche des maximums enregistrés. De plus, d'après nos observations de terrain et d'après les pêches (Quignard *et al.*, 1989), on note dès décembre, un début d'exode des mâles et des femelles vers la mer. On peut donc admettre que la ponte débute entre décembre et janvier.

Si l'on tient compte du temps d'incubation des oeufs de 7 à 14 jours (Padoa, 1953; Swedmark, 1958; Fonds, 1970), et du passage de la larve pélagique au stade benthique qui se fait environ un mois après l'éclosion (Fonds, 1973), à une taille comprise entre 10 et 25 mm ($7 < LS < 19$), les plus petites (8 mm) et premières recrues pêchées en février proviennent des premières pontes du mois de janvier, et celles qui ont été observées en mai 1987, dont la taille est de 24 mm, sont certainement issues des dernières pontes de la saison, un mois et demi avant, c'est-à-dire au mois d'avril. Or, durant la première quinzaine d'avril, nous avons observé, dans la lagune, une femelle de 55 mm, qui présentait une valeur élevée des RGS (RGSb: 30,9%; RGSs: 44,8%). On peut donc admettre que la ponte est en voie d'achèvement en avril. Nous n'avons plus trouvé de nids de *P. minutus*, en mer, lors d'une plongée de contrôle effectuée le 6 mai 1989. La saison de ponte présumée s'étendrait donc de décembre à avril.

Comparativement à l'Atlantique, la ponte dans le golfe du Lion est précoce. En effet, de la Bretagne à l'Ecosse et la Suède, la ponte débute parfois en février (Miller, 1986) mais surtout en mars-avril (Swedmark, 1957; Fonds, 1971, 1973; Healey, 1971a, 1971b; Hesthagen, 1975; Claridge *et al.*, 1985) pour se terminer entre mai et fin juillet, selon le secteur. Dans la mer Noire, la période de ponte est identique à celle de l'Atlantique (Miller, 1986).

Nombre de cycles sexuels

En Méditerranée, *P. minutus* pond durant une seule saison, et tous les géniteurs meurent après la ponte puisqu'à la fin du printemps, on ne récolte pas plus en mer qu'en lagune d'individus de grande taille. En revanche, en Atlantique, une partie des adultes d'une génération participe à une seconde saison de ponte (Swedmark, 1957; Fonds, 1973; Healey, 1971b; Heshagen, 1975, 1979). D'après Fonds (1973), 3 à 4% des géniteurs survivraient à la première ponte. Comme nous l'avons déjà écrit (Bouchereau *et al.*, 1989b), la mortalité post-ponte, en Méditerranée, peut être due aux effets cumulés de la température qui engendre un vieillissement précoce, et de l'effort reproductif consenti non compensé énergétiquement, à moins qu'elle ne soit de nature purement génétique.

CONCLUSION

P. minutus se comporte, en Méditerranée, comme une espèce migratrice, annuelle, semelpare à ponte séquentielle alors qu'en Atlantique, elle peut être bisannuelle et itéropare. Le modèle *P. minutus* que nous venons de décrire, se retrouve chez *Gasterosteus aculeatus*, poisson ayant à peu près la même distribution géographique (Wootton, 1984; Crivelli et Britton, 1987). L'âge de première maturité de *P. minutus* (8 à 12 mois) est pratiquement identique à celui qui a été enregistré dans l'Atlantique. Les tailles de première maturité sont comprises entre 40 et 81 mm pour les femelles, et entre 41 et 83 mm (87 mm en 1990) pour les mâles. Les bornes supérieures indiquées correspondent aux tailles maximales enregistrées dans le golfe du Lion. Celles-ci sont proches ou un peu inférieures à celles qui sont données pour l'Atlantique, mais dans ce dernier secteur, elles sont généralement atteintes en plus de 12 mois.

La ponte se fait en mer quelle que soit la latitude; elle implique donc, pour la population de Mauguio, une migration génésique de la lagune vers le littoral marin. La période de reproduction est hivernale à printanière (décembre-avril) dans le golfe du Lion et printanière à estivale dans l'Atlantique nord. Ce décalage

reflète les exigences thermiques de ce poisson au moment de la reproduction. La ponte est séquentielle quel que soit le secteur géographique. La fécondité absolue par acte de ponte qui est de 1000 à 5100 ovocytes dans le golfe du Lion, selon la taille des femelles, est très comparable à celle qui a été estimée sur les côtes britanniques. Toutefois, dans le premier secteur, cette fécondité est toujours atteinte dès l'âge de un an, alors que dans le second, elle se réalise souvent pleinement la seconde année de vie.

Les aires de ponte en Méditerranée occidentale et dans la mer du Nord présentent des caractéristiques voisines. Elles sont situées entre 8 et 25 m de profondeur sur des fonds sablo-graveleux propres. Si en mer du Nord on peut admettre que la marée (Hesthagen, 1975) est responsable de cette localisation, en Méditerranée, la température, la salinité et le manque de sites propices en lagune sont certainement les facteurs déterminants.

Les stratégies et tactiques mises en oeuvre par *P. minutus* en Méditerranée tendent, en grande partie, à maximiser les capacités reproductrices dès le début de la saison de ponte, qui est unique dans ce secteur. En effet, on note que les apports énergétiques sont, d'après les variations de Kv et de Ks, peu immobilisés sous forme de réserves lipidiques, mais immédiatement et en grande partie investis dans les croissances somatique puis gonadique qui se succèdent dans le temps. Une telle répartition et utilisation de l'énergie disponible est possible, par suite de la ponte précoce (hiver), de la longue durée de la période favorable aux croissances et des conditions climatiques hivernales qui ne nécessitent pas comme souvent en Atlantique nord (Henderson et Bamber, 1987) de stockage des lipides pour pallier les inconvénients du froid.

Ce scénario permet aux futurs géniteurs d'atteindre leur taille maximale avant que ne débute la maturation des gonades. Dans le cas des femelles, la fécondité étant, comme très souvent (Kartas et Quignard, 1984), positivement corrélée avec la taille de l'individu, une telle situation assure la réalisation d'une fécondité maximale si les facteurs proximaux (nourriture, température, etc.) ne sont pas limitants. Chez les mâles, les grandes tailles atteintes avant la nidification leur permettent d'assurer un gardiennage efficace des oeufs et probablement une meilleure sélection des nids.

Enfin, soulignons qu'au niveau de la lagune de Mauguio, l'originalité de *P. minutus* est d'être la seule espèce annuelle qui effectue une migration lagune-mer génésique et ontogénique.

RÉFÉRENCES

- BOUCHEREAU J.-L., JOYEUX J.-C., TOMASINI J.-A. & J.-P. QUIGNARD, 1989a. - La reproduction de *Pomatoschistus microps* (Kröyer, 1838) (Gobiidés) dans la lagune de Mauguio, France. *Bull. Eco.*, 20(3): 193-202.
- BOUCHEREAU J.-L., QUIGNARD J.-P., JOYEUX J.-C. & J.-A. TOMASINI, 1989b. - La population de *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) de la lagune de Mauguio, France. Paramètres démographiques et croissance individuelle. *Cah. Biol. mar.*, 30: 28 pp.
- CLARIDGE P.N., HARDISTY M.W., POTTER P.C. & C.V. WILLIAMS, 1985. - Abundance, life history and ligulosis in the gobies (Teleostei) in the inner Severn Estuary. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 65(4): 951-968.
- CRIVELLI A.J. & R.H. BRITTON, 1987. - Life history adaptations of *Gasterosteus aculeatus* in a Mediterranean wetland. *Env. Biol. Fishes*, 18(2): 109-125.
- DAGNELIE P., 1975. - Théories et Méthodes Statistiques (Vol. 2). Presse Agronomique de Gembloux: 463 pp.
- DOORNBOS G. & F. TWISK, 1987. - Density, growth and annual food consumption of gobiid fish in the saline lake Grevelingen, the Netherlands. *Neth. J. Sea Res.*, 21(1): 45-74.
- FONDS M., 1970. - Remarks on the rearing of gobies. *Pomatoschistus minutus* and *P. lozanoi*, for experimental purposes. *Helgol. Meeresunters.*, 20: 620-628.

- FONDS M., 1971. - The seasonal abundance and vertebral variation of *Pomatoschistus minutus minutus* and *lozanoi* (Gobiidae) in the Dutch Wadden Sea. *Vie Milieu*, 22(suppl.): 393-408.
- FONDS M., 1973. - Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (*Pomatoschistus*, Gobiidae, Pisces). *Neth. J. Sea Res.*, 6: 417-478.
- FONDS M. & G. VAN BUURT, 1974. - The influence of temperature and salinity on development and survival of goby eggs (Pisces, Gobiidae). *Hydrobiol. Bull.*, 8(1/2): 110-116.
- GANDOLFI G. & P. TORRICELLI, 1985. - Comportamento e strategie riproduttive in pesci delle acque interne (Pisces, Gobiidae). *S.I.T.E. Atti*, 5: 697-701.
- GANDOLFI G., TORRICELLI P. & A. CAU, 1981-1982. - Observation on the biology of the black-spotted Goby, *Pomatoschistus canestrinii* (Ninni). *Nova Thalassia*, 5: 97-123.
- GIBSON N. & I.A. EZZI, 1978. - The biology of scottish population of Fries' goby *Lesueurigobius friesii*. *J. Fish. Biol.*, 12(4): 371-389.
- HEALEY M.C., 1971a. - The distribution and abundance of sand gobies *Gobius minutus* in the Ythan estuary. *J. zool., Res., Lond.*, 163: 177-229.
- HEALEY M.C., 1971b. - Gonad development and fecundity in the sand goby *Gobius minutus* Pallas. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 100(3): 520-526.
- HENDERSON P.A. & R.N. BAMBER, 1987. - On the reproductive biology of the sand smelt *Atherina boyeri* Risso (Pisces; Atherinidae) and its evolutionary potential. *Biol. J. Linnean Soc.*, 32: 395-415.
- HESTHAGEN I.H., 1975. - Seasonal occurrence and length variation in the sand goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas), in the shore zone of inner Oslo fjord. *Norw. J. Zool.*, 23: 235-242.
- HESTHAGEN I.H., 1977. - Migrations, breeding and growth in *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Pisces, Gobiidae) in Oslofjorden. *Sarsia*, 63: 17-26.
- HESTHAGEN I.H., 1979. - Temperature and avoidance in the sand goby, *Pomatoschistus minutus* (Pallas), collected at different seasons. *Env. Biol. Fish.*, 4: 369-377.
- ILIES T.D., 1974. - The tactics and strategy of growth in fishes. In: *Sea Fisheries Research* (Jones F.R., ed): 331-346. John Wiley and Sons Inc.
- KARTAS F. & J.P. QUIGNARD, 1984. - La fécondité des Poissons Téléostéens. Masson, Paris: 121 pp.
- LEE S.C., 1974. - Biology of the sand *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Teleostei: Gobioidae) in the Plymouth area. Ph D. Thesis, Univ. Bristol.
- LE MENN F., 1979. - Some aspects of vitellogenesis in a teleostean fish *Gobius niger*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 62A: 495-500.
- MAGNHAGEN C. & L. KVARNEMO, 1989. - Big is better: the importance of size for reproductive success in male *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Pisces, Gobiidae). *J. Fish. Biol.*, 35: 755-763.
- MILLER P.J., 1979. - Adaptiveness and implications of small size in Teleosts. In: *Fish Phenology: anabolic adaptiveness in teleosts* (Miller P.J. ed.), Academic Press: 253-256.
- MILLER P.J., 1984. - The tokology of gobiid fishes. In: *Fish Reproduction Strategies and Tactics*. (Potts G.W. & R.J. Wootton, eds.) Acad. Press: 119-153.
- MILLER P.J., 1986. - Gobiodei. In: *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. Vol. III, (Whitehead P.J.P., Bauchot M.L., Hureau J.C., Nielsen J. & E. Tortonese, eds.) UNESCO: 1019-1085.
- MUNROE T.A. & R.A. LOTSPEICH, 1979. - Some life history aspects of the Seaboard goby (*Gobiosoma ginsburgi*) in Rhode Island. *Estuaries, U.S.A.*, 2(1): 22-27.
- NASH R.D.M., 1982. - The biology of Fries' goby, *Lesueurigobius friesii* (Malm), in Firth of Clyde, Scotland and a comparison with other stocks. *J. Fish Biol.*, 21(1): 69-85.
- NEWSOME G.E. & G. LEDUC, 1975. - Seasonal changes of fat content in the yellow perch (*Perca flavescens*) of two Laurentia lakes. *J. Fish Res. Bd. Can.*, 32: 2214-2221.
- PADOA E., 1953. - Sottordine Gobiiformes. Famiglia Gobiidae. In: *Nova Larve e stadi Giovanili di Teleostei. Fauna Flora Golfo Napoli*, 38: 648-678.
- POTTS G.W. & R.J. WOOTTON, 1984. - Fish Reproduction, Strategies and Tactics. Acad. Press: 410 pp.
- QUIGNARD J.P., BOUCHEREAU J.A., CAPAPE C., JOYEUX J.C. & J.A. TOMASINI, 1989. - Les débarquements des pêches aux Cabanes de Pérols (lagune de Mauguio), oct. 1985-déc. 1988. Rapport S.M.N.L.R.: 84 pp.
- SHANN R., 1910. - Some notes on the life history and rate of growth in *Gobius minutus*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (8)5: 217-239.
- SWEDMARK M., 1957. - Variation de la croissance et de la taille dans différentes populations du Téléostéen *Gobius minutus*. *Ann. Biol.*, 33(3-4): 163-170.

- SWEDMARK M., 1958. - Sur la variation géographique de *Gobius minutus* Pallas. 1- Biologie et croissance. *Archs. Zool. exp. gén., Notes et Revues*, 95(1): 32-51.
- VAAS K.F., 1970. - Studies on the fish fauna of the newly created lake near Veere, with special emphasis on the plaice (*Pleuronectes platessa*). *Neth. J. Sea Res.*, 5: 50-95.
- VAAS K.F., 1979. - Studies on the fish fauna of an estuary in the S.W. Netherlands, before and after its change into the stagnant, saline, Lake Grevelingen. *Hydrobiol. Bull.*, 13: 177-188.
- VESEY G. & T.E. LANGFORD, 1985. - The biology of the black goby, *Gobius niger* L. in an English south-coast bay. *J. Fish. Biol.*, 27: 417-429.
- WOODHEAD A.D., 1979. - Senescence in fish. *Symp. zool. Soc., London*, 44: 179-205.
- WOOTTON R.J., 1984. - A functional biology of sticklebacks. Croom Helm, London: 265 pp.

Reçu le 24.11.1989.

Accepté pour publication le 25.06.1990.